

Das Kiefergelenk der Soricidae (Mammalia, Insectivora)¹

Von CHRISTEL DÖTSCH

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 18. 11. 1982

Abstract

The mandibular articulation of Soricidae (Mammalia, Insectivora)

Investigated the "double mandibular articulation" of representatives of two soricide-subfamilies (Crociodurinae and Soricinae) by anatomical preparations, measurements and radiographs. The masticatory musculature studied earlier (DÖTSCH 1982) was taken into consideration to explain the function of the double joint. Size and direction of the two condylar facets – distinct in the two subfamilies – are correlated with different fossae glenoidales: Only in Soricinae the pterygoid acts morphologically and functionally as a part of the fossa glenoidalis. The bigger discus articularis in Crocidurinae connects the two condylar facets; in Soricinae the small and simple discus only covers the dorsal facet of the separated condyle. The articular capsule is divided into two only in the Soricinae. Results indicate in this subfamily the better adaption for lateral and differentiated movements. In Crocidurinae the masticatory apparatus presumably effects stronger fore-and-aft movements.

Einleitung

Unterschiedliche Formen der Kiefergelenke haben in den mannigfaltigen Ernährungsgruppen der Säuger verschiedene Möglichkeiten von Unterkieferbewegungen zur Folge (HOEVER 1902; LUBOSCH 1907; KÜHLHORN 1938; LEBEDINSKY 1938; HENDRICH 1965; STORCH 1968). Die Bewegungsmuster der Kiefer beim Kauvorgang wurden erst in den letzten Jahren ausführlich untersucht, im wesentlichen bei *Rattus norvegicus* (HIEMÄE 1967, 1978; WEIJS 1973, 1975), *Myotis lucifugus* (KALLEN und GANS 1972), *Didelphis marsupialis* (CROMPTON und HIEMÄE 1970) und *Centetes ecaudatus* (CROMPTON und ORON, in Vorber.). Meist werden nur Gelenkkopf und -pfanne als Teile des Kiefergelenks berücksichtigt. Nach MILLS (1967), BUTLER und JOYSEY (1978) und MOORE (1981) sollte jedoch der Discus articularis (Gelenkzwischen Scheibe) in Betrachtungen über die Gelenkfunktion einbezogen werden. Über seine Form bei Säugetieren ist jedoch kaum etwas bekannt.

Bei den Spitzmäusen trägt der Processus articularis (Gelenkfortsatz) zwei Gelenkflächen, die mit je einer Pfanne des Oberschädels artikulieren. Untersuchungen zu diesem „doppelten Kiefergelenk“ der Soricidae beschränkten sich bisher im wesentlichen auf Beschreibungen der Gelenkformen. Diese widersprechen sich zum Teil (HELLER 1958, 1963; SULIMSKY 1959; DOBEN-FLORIN 1964; RZEBIK-KOWALSKA 1968; MCDOWELL 1958; GASC 1963; MILLS 1966; ENGESSER 1975). Nach FEARNHEAD et al. (1954), REPENNING (1967) und STORCH (1968) soll der ventrale Teil des Gelenkkopfes bei den Kieferbewegungen gedreht werden und der dorsale Teil gleiten können.

Diese ersten Annahmen zur Funktion des Kiefergelenks der Soriciden wurden in eigenen Arbeiten übernommen (DÖTSCH 1982a u. b). Die Untersuchungen behandeln nur die grobe Anatomie des Gelenkkopfes und der Gelenkgrube bei europäischen Arten der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crociodura* und den Zusammenhang mit dem am Gelenkfortsatz befestigten M. pterygoideus externus.

Mit der vorliegenden Arbeit sollen Unklarheiten und Widersprüche über den anatomi-

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG).

(vgl. Abb. 2, 1): *Crocidura leucodon*, *Suncus murinus*, *Sylvisorex megalura*, *Sylvisorex granti*, *Feroculus feroculus*, *Sylvisorex lunaris*, *Scutisorex somerini*, *Surdisorex* (= *Myosorex*) *polulus*, *Paracrocidura schoutedeni*, *Diplomesodon pulchellum*. Eine breite interartikuläre Fläche ähnlich wie *Sorex araneus* (Abb. 2, 2) besitzen *Sorex coronatus*, *Blarinella quadraticauda* und *Microsorex hoyi*. Schmale Knochenrinnen ähnlich wie bei *Neomys fodiens* (vgl. Abb. 2, 3) finden sich zwischen den weit voneinander entfernten Gelenkkopfteilen bei *Neomys anomalus*, *Anourosorex squamipes*, *Nectogale elegans* und *N. sikkimensis*, *Chimarrogale himalayica*, *Notiosorex* (= *Megasorex*) *crawfordi* und *Notiosorex evotis*. Die Gelenkköpfe von *Cryptotis parva* und *Blarina brevicauda* nehmen mit ihren breiten interartikulären Flächen, jedoch weiter als bei den Arten vom *Sorex*-Typ (Abb. 2, 2) voneinander getrennten Gleitflächen, eine mittlere Stellung ein.

Messungen an Gelenkkopf und -pfanne haben gezeigt, daß prinzipiell bei allen Arten der dorsale Gelenkkopfteil kleiner als seine Gelenkpfanne ist. Die Gleitfläche des ventralen Teils des Gelenkkopfes ist bei den Arten vom *Neomys*-Typ größer als die ventrale Gleitfläche der Gelenkgrube. Da das Pterygoid hier aber mit dem ventralen Rand (Margo ventralis) der Gelenkgrube auf gleicher Höhe liegt und zu einer Grube erweitert ist, ist es der Gelenkgrube zuzurechnen (vgl. Abb. 3). Hiermit wird die ventrale Gleitfläche ver-

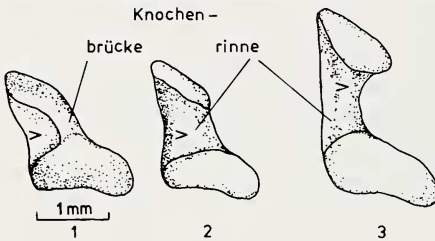


Abb. 2. Form des Gelenkkopfes bei verschiedenen Soriciden, von hinten gesehen. „Knochenbrücke“ nur bei den Crocidurinae (1 = *Crocidura russula*); „Knochenrinne“ bei den Soricinae (2 = *Sorex araneus*, 3 = *Neomys fodiens*). Pfeilspitzen weisen auf die „interartikuläre Fläche“ hin

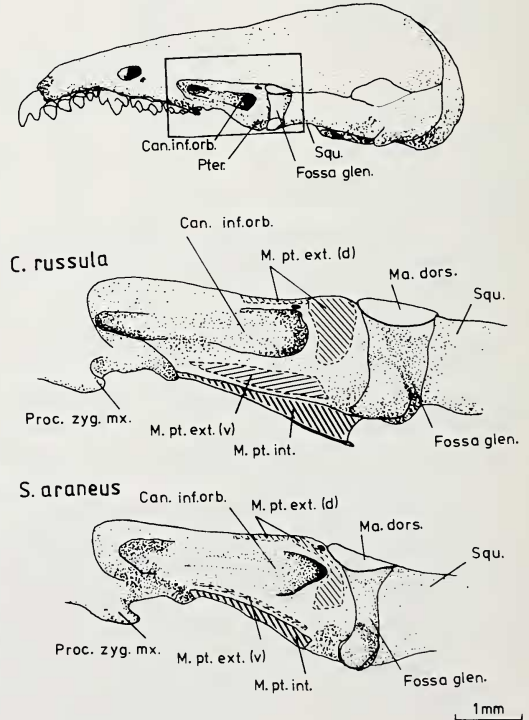


Abb. 3. Seitenansicht der Orbitotemporalregion. Oben: Lage im Schädel am Beispiel von *Sorex araneus* (Pterygoid = Pter., Canalis infraorbitalis = Can. inf. orb., Gelenkgrube = Fossa glen., Squamosum = Squ.). Mitte und unten: Ursprung von *M. pterygoideus externus* (*M. pt. ext.*) und *M. pterygoideus internus* (*M. pt. int.*) am Pterygoid bei *Crocidura russula* und *Sorex araneus*. Nur bei *S. araneus* bildet das Pterygoid einen Teil der Gelenkgrube

größert (DÖTSCH 1982). Ein Zusammenhang zwischen der Größe und der Form dieser Grube und dem Grad der Trennung der beiden Gleitflächen des Gelenkkopfes ist deutlich zu erkennen.

Früher wurde bereits kurz darauf hingewiesen, daß die zwei Gelenkflächen des Kieferkopfes unterschiedlich zueinander orientiert sind (an *Neomys*, *Sorex* und *Crocidura*, vgl. DÖTSCH 1982). Bei *Neomys* und *Sorex* weist die dorsale Gleitfläche der beiden seitlich gegeneinander versetzten Teile des „doppelten Kiefergelenks“ schräg zum Rostrum hin. Die ventrale Gleitfläche steht zur Kieferachse stärker senkrecht und ist in einer Lingualansicht des Unterkiefers kaum zu sehen (vgl. Abb. 4). Der untere Gelenkkopf ist dabei auffällig linguad geneigt, bei den untersuchten Arten in unterschiedlichem Maße. Bei *Crocidura* weisen beide Gleitflächen in eine ähnliche Richtung und liegen, von dorsal betrachtet, eher untereinander. Insgesamt ist der Gelenkkopf hier deutlicher vom Mandibularast abgesetzt als bei den Soricinae.

Die in den beiden Unterfamilien der Soriciden unterschiedlichen Gelenkfortsätze stehen mit der Form der Gelenkgruben in enger Beziehung. Bei *Crocidura* entspricht der vom Unterkieferast abgesetzte Processus articularis der hier relativ freistehenden Gelenkgrube. Dorsaler und ventraler Rand der Gelenkpfanne (Margo dorsalis und ventralis) liegen, bei seitlicher Betrachtung des Schädels, untereinander und weisen in die gleiche Richtung rostralwärts. Hierdurch erhält die Gelenkgrube insgesamt eine vertikale Stellung. Bei *Neomys* und *Sorex* ist die Margo dorsalis auffällig dorsad gerichtet. Der obere Teil der Gelenkgrube ragt insgesamt weiter nach caudal und labial als der untere Teil, der enge Beziehung zu dem als Grube erweiterten Pterygoid besitzt (vgl. Abb. 3). Die Gelenkpfanne liegt bei diesen Gattungen dadurch insgesamt stärker im Hirnschädel. REPENNING (1967) bringt dies mit einer unterschiedlichen Funktion des Kiefergelenks bei verschiedenen Soriciden in Beziehung.

Die Zusammenhänge zwischen der Form von Gelenkkopf und Gelenkpfanne gelten prinzipiell auch für alle anderen bisher untersuchten Arten der Crocidurinae bzw. der Soricinae. Die Gelenkteile sind bei den Soricinae nach ihrer Form besser aufeinander abgestimmt als bei den Crocidurinae. Dieses wird deutlich bei seitlicher Betrachtung des gesamten Kiefergelenks. Die interartikuläre Fläche zwischen den zwei Teilen des doppelten Kiefergelenks liegt bei den Soricinae der Gelenkgrube enger an als bei den Crocidurinae, bei denen der Spalt an dieser Stelle zwischen Gelenkkopf und -pfanne weiter ist.

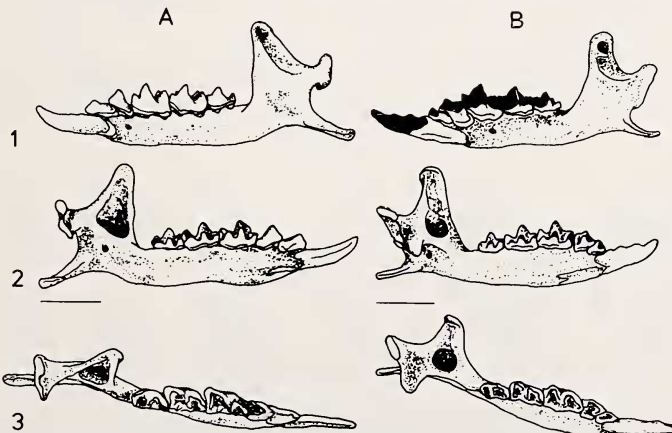


Abb. 4. Größe und Lage des Gelenkkopfes bei den Crocidurinae (Beispiel *Sylvisorex megalura* in A) und den Soricinae (Beispiel *Cryptotis parva* in B). 1 = Labial-, 2 = Lingual-, 3 = Dorsalansicht des Unterkiefers. Bei *C. parva* ist der untere Gelenkkopf auffällig linguad geneigt, dadurch ventrale Gleitfläche des Kieferkopfes in Lingual- und Dorsalansicht kaum zu sehen. (Maßstab = 2 mm)

Der Discus articularis

Bei allen Spitzmäusen besitzt nur der dorsale Kopf des doppelten Kiefergelenks einen Discus articularis. Der ventrale Teil des Gelenks ist mit straffem Bindegewebe am unteren Rand (Margo ventralis) der Gelenkgrube befestigt; die entsprechenden Gelenkflächen sind mit dickerem Knorpel überzogen als im dorsalen Kiefergelenk. Die Größe und die Form der Gelenkscheibe sind bei verschiedenen Arten der beiden Unterfamilien der Soriciden charakteristisch (vgl. Abb. 5): Bei den zwei durch eine Knochenbrücke miteinander verbundenen Gleitflächen des Gelenkkopfes der Crocidurinae ist der Discus über die Knochenverbindung bis an die Gleitflächen des ventralen Kiefergelenkkopfes und labiad ausgedehnt. Bei den Soricinae bedeckt der Discus articularis hier exakt nur die Gleitfläche des dorsalen Kieferkopfes.

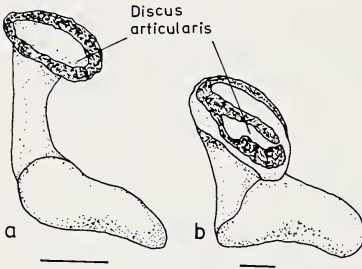


Abb. 5. Lage der Gelenkwischenscheibe (Discus articularis) am dorsalen Teil des Gelenkkopfes bei *Soriculus nigrescens* (a) und *Crocidura russula* (b). (Maßstab = 1 mm)

Die Gelenkscheiben sind caudal an der Spitze der dorsalen Gleitfläche des Kieferkopfes mit stärkeren Bindegewebsfasern befestigt, an den übrigen Teilen mit lockerem, wesentlich dünnerem und „häutig“ erscheinendem Bindegewebe. Prinzipiell bestehen sie aus einem dünnen, zentralen Teil (von FIEDLER [1953] aber nur als „dünnes Häutchen mit verstärkten Rändern“ beschrieben), der von stärkeren „Ringwülsten“ umgeben ist, die eine Form härteren Bindegewebes darstellen. Eine direkte Verbindung des Discus articularis mit Teilen des *M. pterygoideus externus*, wie sie FIEDLER (1953), FEARNHEAD et al. (1954) und MILLS (1967) für die Soriciden angeben, konnte ich bei keiner von mir untersuchten Spitzmausart feststellen. Jedoch setzen einige Fasern des *M. pterygoideus externus* an dem lockeren Befestigungsgewebe der Gelenkscheibe an.

In Abbildung 6 sind am Beispiel von *Crocidura russula*, *Suncus murinus* (Crocidurinae) und *Soriculus nigrescens* (Soricinae) drei unterschiedliche Discus-Formen dargestellt, wie sie grundsätzlich auch bei den anderen Arten aus beiden Soriciden-Unterfamilien gefunden wurden. Bei *C. russula* und *S. murinus* ist die Gelenkscheibe durch eine Verstärkung im

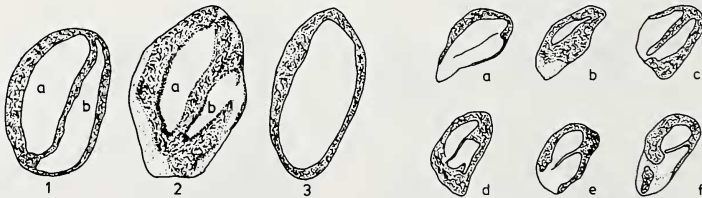


Abb. 6 (links). Disci articulares bei Soriciden. 1 = *Suncus murinus* und 2 = *Crocidura russula* (Crocidurinae), 3 = *Soriculus nigrescens* (Soricinae). Nur bei den Crocidurinae ist der Discus durch härteres Bindegewebe in zwei Flächen unterteilt: a = linguale, größere und b = labiale, kleinere Fläche – Abb. 7 (rechts). Variation des Discus articularis bei *Crocidura russula*. Die linguale, größere Fläche der unterteilten Gelenkscheibe liegt jeweils oben (schwach gepunktet in b u. f.: wenig verstärkter Rand)

zentralen Teil in zwei leicht gegeneinander abgewinkelte Flächen unterteilt (Abb. 6, 1 und 2). Die linguale, größere Fläche bedeckt die dorsale Gleitfläche des Gelenkkopfes, während die labiale, kleinere Fläche auf die Knochenverbindung zwischen den beiden Gelenkkopf-teilen begrenzt ist. Dieses wird besonders an *Crociodura russula* deutlich. *Soriculus nigrescens* (Abb. 6, 3) besetzt nur eine flache, ovale Scheibe mit wenig verstärktem Rand, die, wie bereits erwähnt, nur die dorsale Gelenkkopffacetten bedeckt (s. Abb. 5).

Bei keiner anderen Spitzmausart besteht eine so große Variabilität in der Form des Discus articularis wie bei *C. russula* (vgl. Abb. 7). Die beiden verschiedenen großen Flächen der Gelenkscheibe sind zwar immer gegeneinander abgewinkelt, doch oft ohne besondere Verstärkung. Die Gelenkscheiben reichen in allen Fällen bis an den unteren Gelenkkopf heran und greifen labiad auf die Knochenverbindung über. Dieses ist aber zunächst nicht immer deutlich zu erkennen, da der Rand der Scheibe bei einigen Exemplaren nicht in allen Teilen verstärkt ist (vgl. a, e, f). Bei einem Discus wie in b ist der gesamte labiale Teil verstärkt. Von 36 Individuen mit vollständigen Kiefergelenkscheiben waren a und e die häufigsten Formen. Hauptsächlich jüngere Tiere besitzen einen noch relativ wenig verstärkten Discus articularis vom Typ a. Nur in zwei Fällen lag eine extreme Asymmetrie in der Form der rechten und linken Disci vor.

Die Gelenkkapsel

Gelenkkapseln verbinden die Teile des Gelenks miteinander und schließen die Gelenkhöhle gegen die Umgebung ab (WALDEYER 1975). Für die Soriciden beschreibt nur GASC (1963) am Beispiel von „*Suncus madagascariensis*“ an je einem Teil des „doppelten Kiefergelenks“ eine ligamentöse Kapsel, deren Synovialmembranen keine Menisci aufweisen sollen.

Folgende Darstellung basiert auf eigenen Untersuchungen an *Crociodura russula*, *Neomys fodiens*, *Soriculus nigrescens* und *Soriculus caudatus*. Die Kapsel des Kiefergelenks der

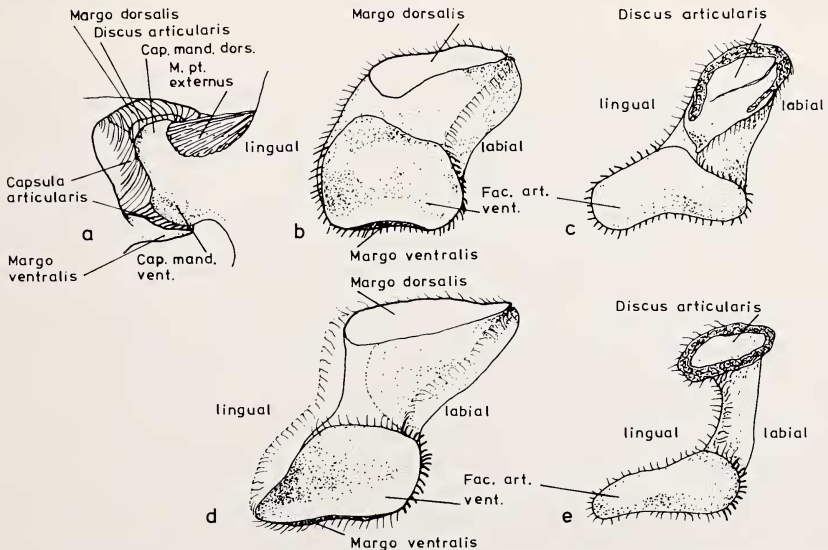


Abb. 8. Die Gelenkkapsel im Kiefergelenk von *Crociodura russula* (obere Reihe) und *Soriculus nigrescens* (untere Reihe). Kiefergelenk von der Seite in a, rechte Kopfhälfte; linke Gelenkgrube von vorn in b; rechter Gelenkkopf von hinten in c. Cap. mand. dors. (vent.) = dorsaler (ventraler) Kieferkopf, Fac. art. vent. = ventrale Gleitfläche der Gelenkgrube, bzw. des Kieferkopfes. Stärkere Fasern im unteren Gelenkteil, „häutige“ Gelenkkapsel im oberen Teil

Soriciden besteht grundsätzlich aus zwei verschieden starken Bindegewebstypen, die bei den untersuchten Arten unterschiedlich verteilt sind. Allgemein ist der ventrale Gelenkteil mit kräftigen Bindegewebsfasern befestigt, während der dorsale Teil aus zarterem, „häutig“ erscheinendem Bindegewebe besteht.

Bei *C. russula* umschließt die Gelenkkapsel den Gelenkkopf als ganzen und verbindet ihn mit der Gelenkgrube (Abb. 8). Der ventrale Gelenkkopf ist mit besonders starkem Bindegewebe an der Margo ventralis befestigt (vgl. Abb. 8, b). Oberhalb des ventralen Randes ist die Gelenkkapsel häutig. Die Ausdehnung ist hier nur bei intakter Kapsel gut zu identifizieren, wenn bei der Präparation durch simulierte Kiefebewegungen diese dünne Kapsel aufgebläht ist. Das dünne Bindegewebe reicht dorsal bis an die äußerste Grenze der Margo dorsalis. An der Gelenkgrube reicht es labial nicht ganz an ihre weiteste Begrenzung heran (vgl. Abb. 8, a), lingual jedoch bis an den innersten Rand der Gelenkgrube (vgl. Abb. 8, b). Am Gelenkkopf befinden sich entsprechend dazu lingual an seiner gesamten Länge die Befestigungsfasern (Abb. 8, c). Auf seiner labialen Seite ist der größte Teil der „interartikulären Fläche“ nicht von der Gelenkkapsel eingeschlossen. Die Bindegewebsfasern, mit denen der Discus articularis auf dieser Seite befestigt ist, gehen an dessen unterem Ende in die Fasern über, die sich labial an der ventralen Gleitfläche befinden.

Bei *Neomys* und *Soriculus* besteht die Gelenkkapsel aus zwei Teilen. Der untere Gelenkkopfteil ist wie bei *Crocidura* in diesen Gattungen mit stärkeren Fasern befestigt. Diese sind besonders kräftig an dessen caudal gelegener Spitze. Sie umschließen ganz den unteren Gelenkteil, sind zum Inneren des Gelenks jedoch nicht so stark (Abb. 8, e). Die häutige Gelenkkapsel schließt den übrigen Teil des Gelenks ein und umfaßt die Margo dorsalis völlig. In der Gelenkgrube reicht sie ebenso wie bei *Crocidura* labial nicht bis an ihre weiteste Ausdehnung (Abb. 8, d).

Zwischen der Gelenkscheibe und den Befestigungsfasern an der lingualen Seite des Gelenkkopfes besteht keine direkte Verbindung. Damit ist der Discus articularis bei *Neomys* und *Soriculus* stärker isoliert als bei *Crocidura*. Insgesamt sind die beiden Teile des Gelenkkopfes bei den untersuchten Soricinen durch die sie umschließenden Kapseln deutlich getrennt.

Zur Funktion des Kiefergelenks

Vorstellungen von FEARNHEAD et al. (1954), REPENNING (1967) und STORCH (1968), daß der ventrale Gelenkkopfteil nach seiner Beziehung zur Gelenkpfanne Möglichkeiten für drehende Bewegungen und der dorsale Teil eher für gleitende Bewegungen besitzt, wurden eigenen Untersuchungen zugrunde gelegt. Als ein Ergebnis wurde hervorgehoben, daß die untersuchten Soricinae vermutlich zu differenzierteren Kiefebewegungen befähigt sind, während bei den Crocidurinae einfachere Bewegungen angedeutet sind (DÖTSCH 1982, im Druck). Diese Annahmen lassen sich durch die vorliegenden Befunde stützen. Dorsale und ventrale Teile des doppelten Kiefergelenks werden bei den Kaubewegungen zu unterschiedlichen Zeiten belastet; der ventrale beim Öffnen, der dorsale beim Schließen des Mauls. Bei *Soriculus* und *Neomys* kann sich der ventrale Gelenkkopf in das als „Grube“ erweiterte Pterygoid drehen, wenn sich das Maul öffnet. Währenddessen gleitet der obere relativ kleinere Gelenkkopf an der dorsad gerichteten Margo dorsalis vorbei nach außen und rostral. Gelenkkopf und Gelenkpfanne sind nach ihrer Form so aufeinander abgestimmt, daß bei dieser Bewegung die Mandibel auch labiad gezogen wird.

Bei *Crocidura* und *Suncus* ist eine insgesamt stärkere Verschiebung des Kiefers nach vorn möglich, da die miteinander verbundenen Gelenkkopfteile eher als ganzes in der mehr vertikal orientierten Gelenkgrube gleiten können. Da hier die Margo dorsalis nach rostral gerichtet ist und das Pterygoid weder morphologisch noch funktionell eine Beziehung zum unteren Teil des Gelenks besitzt, sind die Möglichkeiten für differenziertere Bewegungen eingeschränkt.

Verschiebbare Disci articulares können nach WALDEYER (1975) und LEBEDINSKY (1938)

zur größeren Beweglichkeit des Kiefergelenks beitragen. Daneben sollen Gelenkzwischen-scheiben nach MOORE (1981) und anderen Autoren Inkongruenzen zwischen den Gleitflächen des Gelenks ausgleichen, eine bessere Druckverteilung bewirken, ein Gelenk vollständig unterteilen und als Puffer zum Abfangen von Stößen dienen. Nach ihrer Morphologie müßten die Disci bei den untersuchten Arten der beiden Soriciden-Unterfamilien unterschiedlich wirksam sein.

Der vergrößerte, abgewinkelte Discus von *Crocidura* und *Suncus* gleicht die Unebenheiten im ungleich weiten Gelenkspalt zwischen Gelenkkopf und -grube aus. Die labiale, kleinere Fläche des Discus wird beim Öffnen beansprucht, die linguale, größere beim Schließen. Vermutlich wird durch diesen Discus eine exakte Lenkung des Kiefers erreicht. Die Gelenkscheibe ist stärker am Gelenkkopf befestigt als bei *Soriculus* und *Neomys* und im ganzen mehr nach vorn verschiebbar. Die einfachere Gelenkscheibe der Soricinen kann auf dem dorsalen Gelenkkopf leichter gleiten, da sie lockerer angebracht ist. Vermutlich macht sie differenziertere Bewegungen daher besser mit. Bei mutmaßlichen einseitigeren Kieferbewegungen von *Crocidura* und *Suncus* wird das Gelenk stärker als ganzes belastet, so daß ein größerer als Puffer dienender Discus notwendig ist.

Nach MOORE (1981) wird je nach der Festigkeit der Bindegewebskapsel des Kiefergelenks eine unterschiedlich starke seitliche Bewegung des Kiefers erreicht. Da die Bindegewebsfasern im ventralen Gelenkteil bei *Soriculus* und *Neomys* caudal sehr stark sind, sonst nach allen Seiten hin jedoch lockerer, ist die Möglichkeit, den Kiefer seitlich zu drehen, hierdurch mehr betont. Bei *Crocidura* und *Suncus* sind die kräftigen Fasern gleichmäßiger befestigt.

Die Tatsache, daß nur bei den untersuchten Soricinen die beiden Teile des Gelenkkopfes durch zwei Kapseln getrennt sind, unterstützt die hier vermuteten Annahmen differenzierterer Bewegungen des Kiefergelenks. Das einfachere Gelenk der Crocidurinen ist nur von einer Gelenkkapsel umgeben und damit für einseitigere Kieferbewegungen funktionell besser geeignet.

Diskussion

Das „doppelte Kiefergelenk“ der Soriciden trägt zwei Gelenkflächen, die mit je einer Pfanne des Oberschädels artikulieren. McDOWELL (1958) beschreibt für das Kiefergelenk der Spitzmäuse zwei Gelenkköpfe. Er stellt diese auch für die Solenodontidae fest, betont, daß hier das Mandibulargelenk nur funktionell, nicht jedoch anatomisch aus zwei Teilen besteht. Alle Crocidurinen besitzen einen relativ einfachen Gelenkfortsatz mit zwei durch eine Knochenbrücke verbundenen Gelenkköpfen. Bei allen Soricinen sind die beiden Gelenkteile durch eine Knochenrinne klar getrennt und seitlich gegeneinander versetzt (Abb. 2). RZEBIK-KOWALSKA (1968) macht diese Unterscheidung nicht.

Der Discus articularis bedeckt nach FEARNHEAD et al. (1954) bei *Sorex minutus* die Gleitfläche des oberen Gelenkkopfes und ist über die Knochenrinne bis zur unteren Gleitfläche ausgedehnt. Nach eigenen Beobachtungen an *Neomys*, *Sorex*, *Soriculus* und *Anourosorex* (Soricinae) ist die Gelenkscheibe jedoch auf die Gleitfläche des dorsalen Kieferkopfes beschränkt. Dagegen wurde an allen untersuchten Arten der Crocidurinae ein bis an die obere Grenze des ventralen Gelenkkopfes reichender Discus festgestellt (Abb. 5). GASC (1963) gelang es nicht, am Kiefergelenk von Crocidurinen (*Suncus*, *Sylvisorex*, *Crocidura*, *Myosorex*) einen „Meniscus“ ausfindig zu machen. Dazu sei betont, daß die Gelenkzwischen-scheiben der Kiefergelenke keine Menisci darstellen, die das Gelenk nur unvollständig unterteilen. Es handelt sich vielmehr um „Disci articulares“, die die Gelenkhöhle vollständig auflgliedern.

Gelenkkapseln wurden bisher nur von GASC (1963) für die Soriciden beschrieben. Er beobachtete am Gelenk jeder Kieferseite der Crocidurinen zwei ligamentöse Kapseln. In seinen Darstellungen ist deren Ausdehnung unklar. Nach den eigenen Untersuchungen

besitzt das Kiefergelenk von *Neomys* und von *Soriculus* zwei Gelenkkapseln, das von *Crociodura* jedoch nur eine.

Das „doppelte“ Kiefergelenk“ der Soriciden arbeitet zweifellos differenzierter, als aus den wenigen Hinweisen über die Art der Nahrungsaufnahme zu erwarten ist. Spitzmäuse lassen sich nach ihren Kieferführungen keinesfalls dem „Greiftyp“ (KÜHLHORN 1938) zuordnen. Gebisse dieses Typs beschränken sich auf Schneiden und Greifen und sind für die Carnivora typisch. Dieses wird mit überwiegend vertikaler Kieferbewegung erreicht (FEARNHEAD et al. 1954; MILLS 1966). Den „universellen Kauapparaten mit der Möglichkeit vertikaler, lateraler und longitudinaler Unterkieferbewegungen“ (FIEDLER 1953; HENDRICH 1965) kommt der Kauapparat bei den Spitzmäusen am nächsten.

Die Frage einiger Autoren, welcher der beiden Teile des Kiefergelenks den funktionellen Angelpunkt darstellt (z. B. FEARNHEAD et al. 1954; GAUGHAN 1954; GASC 1963; REPENNING 1967), ist je nach Phase im Kauzyklus unterschiedlich zu beantworten. Eindeutig ist, daß beide Gelenkteile beansprucht werden. DOBEN-FLOREN (1964) hat kurz darauf hingewiesen, daß zusammenhängende und geteilte Gleitflächen des Gelenkkopfes unterschiedliche Kieferführungen bewirken. GASC (1963) deutet nur an, daß die zwei Gelenke „mécaniquement distincts“ arbeiten.

Vergleiche zwischen den Crocidurinae und den Soricinae, in denen alle Aspekte zur Kaufunktion berücksichtigt werden, fehlen. Aus Arbeiten über Teilkomplexe (ÄRNBACK-CHRISTIE-LINDE 1907; FIEDLER 1953; FEARNHEAD et al. 1954; GAUGHAN 1954; SHARMA 1958; GASC 1963; MILLS 1966; REPENNING 1967; PERNETTA 1977) wie auch aus meinen Untersuchungen (DÖTSCH 1982) ist zu erkennen, daß die beiden Unterfamilien zwei verschiedenen Funktionsgruppen ihres Kauapparates angehören.

Röntgenfilmaufnahmen an kauenden Spitzmäusen über die Bewegungen der beiden Gelenkköpfe liegen bisher nicht vor. Die eigenen anatomischen Untersuchungen zeigen, daß die seitliche Exkursionsmöglichkeit des Gelenks bei den Soricinae besser entwickelt ist: Der untere Kopf des Doppelgelenks kann das Pterygoid als Teil der Gelenkgrube nutzen. Die einfache Gelenkscheibe kann bei stärker seitlichen Bewegungen im Gelenk leichter verschoben werden. Bei den Crocidurinae ist der untere Teil des Gelenkkopfes kleiner und durch die „Knochenbrücke“ und den vergrößerten Discus articularis mit dem oberen verbunden, so daß beide Anteile mehr als Einheit arbeiten. Das Pterygoid ist hier nicht an der Bildung der Gelenkgrube beteiligt.

Die Gewichte des für seitliche Kieferbewegungen zuständigen M. pterygoideus externus sind bei den beiden Unterfamilien unterschiedlich; ebenso sind die Zugrichtungen dieser Muskeln verschieden. Die schräg versetzten, getrennten Gelenkkopfteile des Unterkiefers der Soricinen vergrößern den Ansatz für den hier mächtiger entfalteten M. pterygoideus externus. Zwischen den miteinander verbundenen Gelenkkopfteilen der Crocidurinen ist die Ansatzfläche für diesen Kaumuskel kleiner. Hinweise auf solche Zusammenhänge finden sich zwar bei CHALINE et al. (1974), doch lagen bisher keine Gewichte der Kaumuskeln vor. Der Unterschied in den Gewichten des M. pterygoideus externus zwischen den Crocidurinae und den Soricinae ist beträchtlich (DÖTSCH 1982; 1982, im Druck): So beträgt z. B. sein Anteil an der Gesamtkaumuskulatur bei *Suncus murinus* 1,0 %, dagegen bei *Soriculus caudatus* 4,3 %. Bei den Soricinae hat der zweiköpfige M. pt. externus von der größeren Ansatzfläche am Gelenkkopf aus einen stärker dorsoventralen Verlauf. Dadurch wird die Mandibel seitwärts drehende Komponente verstärkt. Der M. pt. externus zieht demgegenüber bei den Crocidurinae mehr rostrocaudad, so daß er ihren Unterkiefer stärker nach vorn bewegt.

Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die Hausspitzmaus (*Crociodura russula*) gleichmäßiger frißt als die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) (DÖTSCH 1982). Dieses wird besonders durch das regelmäßigere Wechseln der Beute von einer zur anderen Seite des Gebisses bei *C. russula* deutlich. Die Wasserspitzmaus „kaut etwas gründlicher“, während die Hausspitzmaus ihre Beute mit häufigeren „Schnappbewegungen“ bearbeitet. Nach

REPENNING (1967) besteht bei den Soricinae die Tendenz, den posterioren Teil der Mandibel linguad in den Hirnschädel zu ziehen. Dies soll nach ihm das Ergebnis der Richtungsänderung der Kiefergelenkflächen sowie der Zugrichtung des *M. temporalis* sein. FEARNHEAD et al. (1954) vermuten, daß die Entwicklung doppelter Gelenkflächen aus der Änderung der Richtung des Druckes resultiert, der durch die Kaumuskeln auf das Gelenk ausgeübt wird. Die eigenen Untersuchungen an der Kaumuskulatur lassen sich mit diesen Vorstellungen in Beziehung bringen (DÖTSCH 1982). Am wichtigsten ist hier: Alle Soriciden besitzen eine insgesamt stärker horizontal und medial als vertikal gerichtete Kaumuskulatur. In den Gewichten und der Zugrichtung einzelner Kaumuskeln oder deren Teile bestehen aber Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien. Diese betreffen vor allem den *M. temporalis*. Bei den Soricinen sind die Temporalisteile (bes. 1 u. 2) stärker seitlich auf den bei manchen Arten sehr schräg stehenden Processus coronoideus (Kronenfortsatz), der als Ansatzfläche dient, gerichtet. Bei den Crocidurinen ist die Längskomponente in der Zugrichtung der Muskeln betont.

In dieses Bild passen auch die Annahmen REPENNING'S (1967). Bei den mutmaßlichen umfangreicheren seitlichen Exkursionen des Kiefergelenks der Soricinae wird durch die seitlich wirkenden Temporalisteile die Mandibel eher transversal in den Schädel hineingezogen. Die nach dem Bau des Gelenks stärker rostral gerichteten Bewegungsmöglichkeiten des Kiefers bei den Crocidurinen sind mit den hier mehr sagittal wirkenden Teilen des *M. temporalis* korreliert. Ergänzend hierzu sei hervorgehoben, daß die der Gelenksicherung dienenden *M. t. pars suprazygomata* und *M. zygomaticomandibularis* (Teile des *M. temporalis*) bei *Crocidura* und *Suncus* wesentlich stärker entfaltet sind als bei *Sorex*, *Neomys* und *Soriculus*. Vermutlich wird das freier stehende Kiefergelenk der Crocidurinen durch diese Muskeln bei kräftigeren und nach vorn gerichteten Bewegungen besser gesichert. *M. masseter* und *M. pterygoideus internus*, die an Vorziehbewegungen des Unterkiefers beteiligt sein dürften, sind bei den Crocidurinae kräftiger als bei den Soricinae. Dieser Befund unterstützt die Vermutung, daß bei den Crocidurinae die Bewegungen stärker rostral gerichtet sind.

Die Evolution des „doppelten Kiefergelenks“ ist noch nicht geklärt. Vor allem herrscht Unklarheit darüber, welcher der beiden Gelenkkopfteile ein Neuerwerb ist. Nach GAUGHRAN (1954) soll der dorsale Teil das ursprüngliche Gelenk bilden. Er leitet diese Annahme aus einem Vergleich der Lage des Doppelgelenks der Soriciden mit der Position der einfachen Kiefergelenke der übrigen Säugetiere ab. In Anlehnung an WINGE 1941/42 (zit. in GAUGHRAN) soll die Entwicklung eines Doppelgelenks das Ergebnis der Condylarverlängerung sein. Im weiteren wird die Entstehung eines doppelten Gelenkes von GAUGHRAN als Kompensation zum Verlust des tiefen *M. masseter* verstanden. Danach ließe sich aber kein Grund für eine unterschiedlich starke Trennung der zwei Kiefergelenke in den beiden Unterfamilien erkennen. Spitzmäuse besitzen einen relativ einheitlichen *M. masseter*. Nach DOBEN-FLOREN (1964) bedeutete die Unterteilung der Gelenkfläche des Processus articularis bei den ausgestorbenen Heterosoricinae eine starke Spezialisierung. *Domnina* als ein Angehöriger der Heterosoricinae besaß einen einfachen Gelenkkopf. Unter den Soricinae sind erst seit dem Pliozän geteilte Gelenkflächen bekannt, während im Oligozän und Miozän nur Formen mit ungeteilten Gelenkflächen auftraten. Nach REPENNING (1967, in Anlehnung an McDOWELL 1958) haben sich doppelte Gelenkflächen im frühen Miozän entwickelt. ENGESSER (1975) hat die Zweiteilung des Mandibulargelenks in der Geschichte der Heterosoricinae genauer verfolgt und konnte mehrere Teilungsstadien feststellen. Doch weist er darauf hin, daß diese nicht unbedingt eine phylogenetische Reihe darstellen. FEARNHEAD et al. (1954) deuten die Entstehung des doppelten Kiefergelenks funktionell als Folge veränderter Druckverhältnisse bei veränderten sonstigen Schädelproportionen.

Die aus der Morphologie des Gelenks, der Kaumuskulatur und Schädelstruktur abgeleitete unterschiedliche Bewegungsmöglichkeit des Unterkiefers bei Arten der beiden Unter-

familien wirft die Frage auf, ob die Zusammensetzung der Nahrung spezifische Erfordernisse an den Kauapparat stellt. Aufgrund der bisher bekannten Nahrungsanalysen lassen sich keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Unterfamilien erkennen. Die geographische Verbreitung (REPENNING 1967) zeigt, daß offensichtlich eine klimaadaptierte Entwicklung (VOGEL 1976) stattgefunden hat: Die Soricinae kommen überwiegend in kaltfeuchten Klimaten vor, die Crocidurinae dagegen in wärmeren Gebieten. Das wirft die Frage auf, ob die Verbreitung der Spitzmäuse und der Beute eng gekoppelt ist. Zwar spielen beispielsweise Regenwürmer bei Arten der Soricinae (z. B. *Sorex*, *Neomys*, *Soriculus*), die allgemein in feuchteren Gebieten leben, in der Nahrung eine große Rolle; doch fanden sich auch in Mägen von *Crocidura russula* im Winter viele Regenwürmer (BEVER 1980). Nahrungsanalysen bei Crocidurinen und Soricinen, die in gleichen Gebieten vorkommen, zeigen besonders deutlich, daß in der Nahrung keine auffallenden Unterschiede bestehen müssen. So enthielten die Mägen von *Soriculus nigrescens* (Soricinae) und *Suncus murinus* (Crocidurinae) aus Nepal fast gleiche Anteile von Regenwürmern und Insekten; *Soriculus caudatus* (Soricinae) hatte erheblich weniger Regenwürmer und wesentlich mehr Insekten gefressen (ABE, im Druck). Käfer mit hartem Skelett, die allgemein in trockeneren, wärmeren Gebieten häufiger sind, wurden bei verschiedenen Arten der Soricinae zu einem größeren Anteil gefunden als bei den wenigen, bisher untersuchten Crocidurinae.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. J. NIETHAMMER, Bonn, der diese Arbeit anregte und das Manuskript einer kritischen Durchsicht unterzog. Die Gattungen *Suncus* und *Soriculus* wurden von Herrn Prof. NIETHAMMER, Herrn Dr. F. WEISSER und Herrn H. POSAMENTIER (GTZ) gesammelt. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) ermöglichte einen Besuch des British Museum (Natural History) in London. Frau P. D. JENKINS war bei der Beschaffung einer Arbeitsmöglichkeit im Britischen Museum und der Ausleihe von Material behilflich.

Zusammenfassung

Im Anschluß an frühere Untersuchungen über den Kauapparat der Soricidae (DÖTSCH 1982) wurde das Kiefergelenk an weiteren Arten der Crocidurinae und Soricinae untersucht. Spitzmäuse besitzen ein „doppeltes Kiefergelenk“, dessen Teile bei den Soricinae durch eine Knochenrinne getrennt sind. Bei dem einfacheren Gelenk der Crocidurinae sind dessen Teile durch eine Knochenbrücke verbunden. Mit Ausnahme von *Sorex* ist die Gelenkregion bei den Soricinae größer als bei den Crocidurinae, ein Effekt der vergrößerten „interartikulären Fläche“ zwischen den doppelten Kiefergelenks. Größe und Richtung der zwei Gleitflächen des Gelenkkopfes sind in den beiden Soriciden-Unterfamilien prinzipiell unterschiedlich und mit den entsprechenden Teilen der Gelenkgrube korreliert. Nur bei den Soricinae bildet das Pterygoid einen Teil der Gelenkgrube. Die Crocidurinae besitzen einen vergrößerten und mehr nach vorn verschiebbaren Discus articularis, der vermutlich eine exakte Lenkung des Kiefers bewirkt. Die einfachere und nur auf der dorsalen Gleitfläche des Gelenkkopfes locker befestigte Gelenkzwischenscheibe der Soricinae kann bei differenzierteren Bewegungen leichter gleiten. Bei den Crocidurinen ist das einfachere Gelenk von einer einheitlichen Gelenkkapsel umgeben, während die getrennten Gelenkkopfteile der Soricinen von zwei Kapseln eingefafßt sind.

Nach der Morphologie des Kiefergelenks und der Ausprägung der Kaumuskulatur sind bei den Soricinae die Möglichkeiten für stärker seitliche und insgesamt differenziertere Kieferbewegungen besser entwickelt. Bei den Crocidurinae dürften kräftigere, nach vorn gerichtete und insgesamt einfachere Bewegungen stattfinden.

Literatur

- ABE, H. (1982): Ecological distribution and faunal structure of small mammals in Central Nepal. *Mammalia* 46 (im Druck).
- ÄRNBACK-CHRISTIE-LINDE, A. (1907): Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugetieren. *Morphol. Jb.* 36, 463–514.
- BEVER, K. (1980): Die Nahrung der Hausspitzmaus *Crocidura russula*. Diplomarbeit, Bonn.
- BUTLER, P. M.; JOYSEY, K. A. (1978): Development, function and evolution of teeth. Academic Press, London-New York-San Francisco.
- CHALINE, J. et al. (1974): Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). *Doin*.
- CROMPTON, A. W.; HIEMÄE, K. M. (1970): Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *J. Linn. Soc. (Zool.)* 49, 21–47.

- DOBEN-FLORIN, U. (1964): Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintersdorf-West bei Eichstätt in Bayern. Bayer. Akad. Wiss. Abh., N. F., H. 117.
- DÖTSCH, CH. (1982): Der Kauapparat der Soricidae (Mammalia, Insectivora). Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kaufunktion bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex* Linnaeus, *Neomys* Kaup und *Crocidura* Wagler. Zool. Jb. (Anat.) 108, 421–484.
- (1982): Masticatory function in shrews (Mammalia, Insectivora). Acta Zool. Fennica (im Druck).
- (1983): Morphologische Untersuchungen am Kauapparat der Soriciden *Suncus murinus* L., *Soriculus nigrescens* G. und *Soriculus caudatus* H. Säugetierkd. Mitt. (im Druck).
- ENGESSER, B. (1975): Revision der europäischen Heterosoricinae (Insectivora, Mammalia). Eclog. geol. Helv. 68, 649–671.
- FEARNHEAD, R. W. et al. (1954): The tempero-mandibular joint of shrews. Proc. Zool. Soc. Lond. 125, 795–806.
- FIEDLER, W. (1953): Die Kaumuskulatur der Insectivora. Acta Anat. 18, 101–175.
- GASC, J. P. (1963): La musculature céphalique chez *Suncus* Ehr., *Crocidura* Wag., *Sylvisorex* Thom., *Myosorex* Gr. Mammalia 27, 582–601.
- GAUGHAN, G. P. L. (1954): A comparative study of the osteology and myology of the cranial and cervical regions of the shrew *Blarina brevicauda* and the mole, *Scalopus aquaticus*. Misc. Publ. Mus. Zool. Univers. of Michigan, 1–80.
- HENDRICH, H. (1965): Vergleichende Untersuchung des Wiederkauverhaltens. Biol. Zentralblatt 84, 681–751.
- HELLER, F. (1958): Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 107, 1–102.
- (1963): Eine altquartäre Wirbeltierfauna des unteren Cromerium aus der nördlichen Frankenalb. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 118, 1–20.
- HIEMÄE, K. M. (1967): Masticatory function in the mammals. J. dent. Res. 46, 883–893.
- (1978): Mammalian mastication, a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. In: Development, function and evolution of teeth. Ed. by P. M. BUTLER and K. A. JOYSEY. New York, London: Academic Press, 359–398.
- HOEVER, R. (1902): Über die Beziehungen zwischen Kaumuskulatur, Kiefergelenk und Zahnsystem der Säugetiere. Inaug.-Diss. Bonn.
- KALLEN, F. G.; GANS, C. (1972): Mastication in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. J. Morphol. 136, 385–420.
- KÜHLHORN, F. (1938): Anpassungserscheinungen am Kauapparat bei ernährungsbiologisch verschiedenen Säugetieren. Zool. Anz. 121, 1–17.
- LEBEDINSKY, N. G. (1938): Über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Höhe des Ramus ascendens mandibulae bzw. des Unterkiefergelenkes bei Säugetieren. Vjschr. naturf. Ges. Zürich 83, 217–224.
- LUBOSCH, W. (1907): Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. Biol. Zentralblatt 27, 613–624, 652–665.
- MCDOWELL, S. B. (1958): The greater Antillean insectivores. Am. Mus. Nat. History Bull. 115, 115–214.
- MILLS, J. R. E. (1966): The functional occlusion of the teeth of Insectivora. J. Linn. Soc. (Zool.) 46, 1–26.
- (1967): A comparison of lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. Archs. oral. Biol. 12, 645–661.
- MOORE, W. J. (1981): The mammalian skull (Biological structure and function). Cambridge: Cambridge University press.
- PERNETTA, J. C. (1977): Anatomical and behavioural specialisations of shrews in relation to their diet. Canad. J. Zool. 55, 1442–1453.
- REPENNING, C. A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. Geol. Surv. Prof. Pap. 565, 1–69.
- RZEBIK-KOWALSKA, B. (1968): *Crocidura* Wagler and other Insectivora (Mammalia) from the quaternary deposits of Tornewton Cave in England. Acta Zool. Cracoviensia 13, 251–263.
- SHARMA, D. R. (1958): Studies on the anatomy of the Indian insectivore *Suncus murinus*. J. Morphol. 102, 427–553.
- STORCH, G. (1968): Funktionstypen des Kiefergelenks bei Säugetieren, Nat. und Mus. 98, 41–46.
- SULIMSKY, A. (1959): Pliocene insectivores from Weçe. Acta Palaeontol. Polonica 4, 119–163.
- VOGEL, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriol. 21, 195–206.
- WALDEYER, A. (1975): Anatomie des Menschen I. Berlin: De Gruyter.
- WEIJS, W. A. (1973): Morphology of the muscles of mastication in the albino rat *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769). Acta morph. neerl.-scand. 11, 321–340.
- WEIJS, W. A.; DANTUMA, R. (1975): Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat. J. Morphol. 146, 1–34.

Anschrift der Verfasserin: Dr. CHRISTEL DÖTSCH, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1